

Dans la génération parentale P, constituée par les animaux issus des transplantations nucléaires et leurs partenaires, les ♀ 17 et 75 et les ♂ 20 et 72 ont été testés avec des porteurs hétérozygotes: la ♀ 75 et le ♂ 20 sont hétérozygotes, la ♀ 17 et le ♂ 72 sauvages. La ♀ 20 n'a pas été testée avant sa mort. Le ♂ 63 n'a pas été testé directement. Lors du croisement avec la ♀ 75, le nombre des embryons

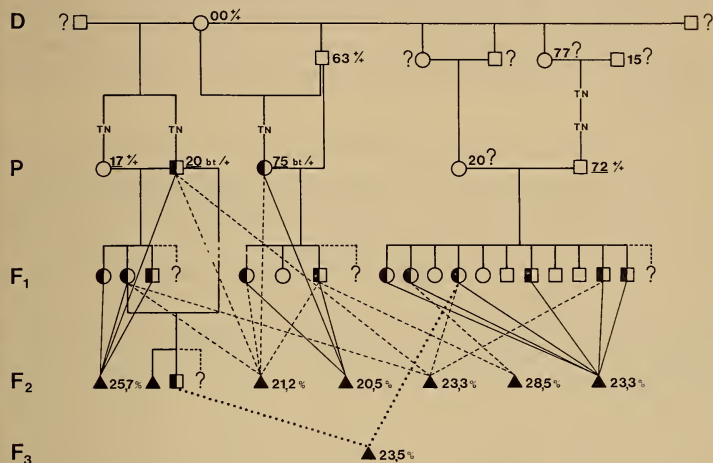


FIG. 10.

Arbre généalogique des 3 descendes présentant la mutation «bt». TN: transplantation nucléaire; ?: animaux inconnus ou non testés pour la mutation; 75, 17, 20, 72: animaux de transplantation; —: croisements au sein des F_1 (y compris P); - - - - : croisements entre F_1 (y compris P); . . . : croisements entre F_1 et F_2 ; ● ou ■: ♀ ou ♂ hétérozygotes; ▲: embryons homozygotes.

était trop petit et l'identification des anomalies rendue difficile à cause de la mauvaise qualité des œufs. Cependant, deux autres F_2 issues de ce ♂ 63, les F_2 77.63 et 71.63 n'ont jamais montré de mutants dans 17, respectivement 14 croisements différents. On doit assumer que le ♂ 63 était de type sauvage ($p = 0,1\%$). En outre, dans une F_2 de la ♀ 75 avec un autre ♂, le ♂ 51, il n'a jamais été trouvé non plus d'embryons «bent tail» dans 19 croisements différents bien que la ♀ 75 était hétérozygote. (Ces 3 F_2 ne sont pas incluses dans la figure 10.)

Dans les F_1 , seuls sont représentés les 17 animaux qui ont été testés pour la mutation, 11 d'entre eux sont hétérozygotes.

En F_2 et F_3 , seuls les pourcentages des embryons homozygotes sont indiqués; ils correspondent à ceux du tableau 1.

En conclusion, si on assume que la mutation est 100% pénétrante et qu'elle se transmet comme un facteur mendélien récessif, on peut alors supposer, en remontant les filiations, que la ♀ 20 était hétérozygote. La ♀ 00 étant sauvage, il est possible que la mutation ait été introduite par ses partenaires d'origine inconnue dans le cas des croisements représentés à gauche et à droite de la figure 10. Il n'en est pas de même pour le croisement du milieu (♀ 00 × ♂ 63) car ces 2 animaux étaient de type sauvage. Malgré ce croisement, nous ne pouvons pas encore supposer que cette mutation puisse être due à la transplantation nucléaire ou à la différenciation de l'endoderme, feuillet d'origine des noyaux transplantés.

RÉSUMÉ

« Bent tail » est une mutation létale récessive affectant les stades précoces du développement de *Xenopus laevis*. Elle est survenue dans nos croisements, son origine est inconnue. Cette mutation peut se manifester plus ou moins tôt dans le développement (3 à 5 jours) mais les caractéristiques principales du syndrome sont les mêmes pour tous les embryons homozygotes: formation d'œdèmes, retard généralisé du développement, dégénérescence (pynose) du tube digestif, apparition d'hémorragies, flexion de la queue vers le haut. Les têtards meurent 3 à 4 jours après l'apparition du syndrome.

SUMMARY

“ Bent tail ” is a lethal recessive mutation affecting the early developmental stages of *Xenopus laevis*. The mutation is of unknown origin. The chief characteristics of the “ bent tail ” syndrome are the same for all the homozygous embryos, independant of its time of manifestation (3 to 4 days): formation of œdema, delay of development, degeneration of the digestive tube, hemorrhages and upwards bent tail. Death follows 3 to 4 days after the beginning of the syndrome.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance aux Professeurs Fischberg et Blackler d'avoir mis à notre disposition pour cette étude les animaux de transplantation et les documents relatifs aux premiers croisements effectués au sein de la F₁17.20. Nous les remercions également pour les détails et les précisions qu'ils nous ont donnés oralement au sujet de leurs premières observations.

BIBLIOGRAPHIE

- FISCHBERG, M., A. W. BLACKLER, V. UEHLINGER, J. REYNAUD, A. DROIN and J. STOCK. 1964. *Nucleo-cytoplasmic control of development*. Proc. 11th Intern. Congr. Genet. III, 187-198. Pergamon, Oxford.
- NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)*. North Holland Publ. Comp., Amsterdam.
-

Nº 38. **F. Römer.** — Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L.
(Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Im Rahmen von Studien über das Schwärmen von *Chironomus plumosus* wurde in einer früheren Arbeit (RÖMER und ROSIN, 1969) die Bedeutung der Flugtöne untersucht. Einerseits ist die Flugtonhöhe im Labor fixiert fliegender Weibchen bestimmt worden, andererseits konnten schwärmende Männchen im Freien mit Lautsprechertönen, welche im Frequenzbereich der weiblichen Flugtöne liegen, angelockt werden. Es zeigte sich, dass sowohl die Flugtonhöhen der Weibchen als auch die für die Männchen attraktivsten Tönhöhen mit der Temperatur variieren und dass für beide die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt. Die Flugtonhöhen der Weibchen stimmen aber nach diesen Befunden nicht mit den auf die Männchen maximal attraktiv wirkenden Tönhöhen überein, wie dies von den Stechmücken *Anopheles subpictus* und *Aedes aegypti* angegeben wird (TISCHNER, 1955; TUXEN, 1967). Sie liegen vielmehr um fast einen Ganztonschritt tiefer als diese (Abb. 3 links, d und e). Wir haben vermutet, dass bei unseren Versuchen die weiblichen Flugfrequenzen wegen der Labormethode zu tief ausgefallen sind und bei freiem Flug höher liegen würden.

Um Laboreffekte auszuschliessen, sind nun die Flugtöne frei im Schwarm fliegender Mücken aufgenommen und deren Grundfrequenzen (Tönhöhen) bestimmt worden.

Ausserdem wird die Variabilität der Flugtonhöhe untersucht. Diese könnte bedeutsam sein, weil wir in unserer früheren Arbeit gefunden haben (Vergl. dort Abb. 2a/c), dass einerseits die Männchen nur von Tönen innerhalb eines relativ engen Frequenzbereiches angelockt werden, dass aber andererseits die Tönhöhen im Labor fliegender Weibchen in einem grösseren Frequenzintervall variieren.

Würde letzteres auch bei freifliegenden Weibchen zutreffen, könnte man schliessen, dass ein Teil der Weibchen von den Männchen nicht gehört wird, weil ihr Flugton ausserhalb der als Hörbreite interpretierten Reaktionsbreite der Männchen liegt. Damit wäre die Beobachtung erklärbar, dass sich Weibchen sehr lange im Schwarm aufhalten können und trotz naher Männchen nicht zur Paarung von diesen angefliegen werden.

Die für die Einleitung einer Kopulation offenbar wichtige Flugtonhöhe ist wahrscheinlich von mehreren Faktoren abhängig. In der vorliegenden Arbeit sollen vor allem die Bedeutung von Temperatur und Alter zur Sprache kommen.

Herrn Prof. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern, möchte ich für die Überlassung des Themas, für die vielen Anregungen und für seine unentbehrliche Beratung und Mithilfe bei der statistischen Bearbeitung des Zahlenmaterials meinen besten Dank aussprechen. Der Leitung des Forschungslaboratoriums der Generaldirektion der PTT und insbesondere den Herren G. Werner und H. Kohler danke ich für die Überprüfung verschiedener Apparate. Herrn B. Wälti, Physikalisches Institut der Universität Bern, danke ich für seine wertvollen Angaben von Bezugsquellen und Herrn W. Sägesser, Steinisweg, für die Erlaubnis, mitten im angebauten Feld regelmässig Beobachtungsstationen einrichten zu können.

MATERIAL UND METHODE

Flugtonaufnahmen im Freiland

Der Flugton von *Chironomus plumosus* hat nur geringe Schallstärke. Brauchbare Bandaufnahmen können erhalten werden, wenn die Mücken nahe an einem empfindlichen Mikrophon vorbeifliegen. Weil sie wie andere Arten über optisch wirksamen Bodenmarken schwärmen (DOWNES, 1958; SYRJÄMÄKI, 1964 und 1966; FISCHER, 1969; KOSKINEN, 1969; RÖMER und ROSIN, 1969), ist es gelungen, den Schwarm in die nächste Umgebung des etwa 2.5 m über dem Boden aufgestellten Mikrophons zu bringen.

Die Flugtöne sind alle auf einer nur südwestwärts gegen den Wohlensee bei Bern hin offenen Waldlichtung aufgenommen worden. Über diesem relativ ruhig gelegenen Landstück bilden sich die Schwärme Jahr für Jahr immer über den gleichen Bodenstellen, insbesondere auch über der auffälligen Versuchsanordnung. Die auf kleiner Fläche aufgestellten Instrumente wirken sich also nicht störend aus sondern begünstigen vielmehr die Bildung eines Schwarms. Wenn sich dieser aus nicht genau bekannten Gründen mit der Zeit schräg über das Mikrophon verschiebt, kann seine Position mit Hilfe zusätzlicher Bodenmarken, z. B. einem weissen Tuch, zum Mikrophon hin korrigiert werden. Die Distanz zwischen fliegender Mücke und Mikrophon muss möglichst klein sein, weil Störgeräusche durch Kuhglocken, Schiffsmotoren, Flugzeuge usw. auch auf weite Distanz noch sehr laut sind im Vergleich zum Flugton einer einzelnen Mücke in nächster Nähe. Für brauchbare Mikrophonaufnahmen im Freien müssen die Tiere etwa 3 cm von der Mikrophonmembran entfernt durchfliegen.

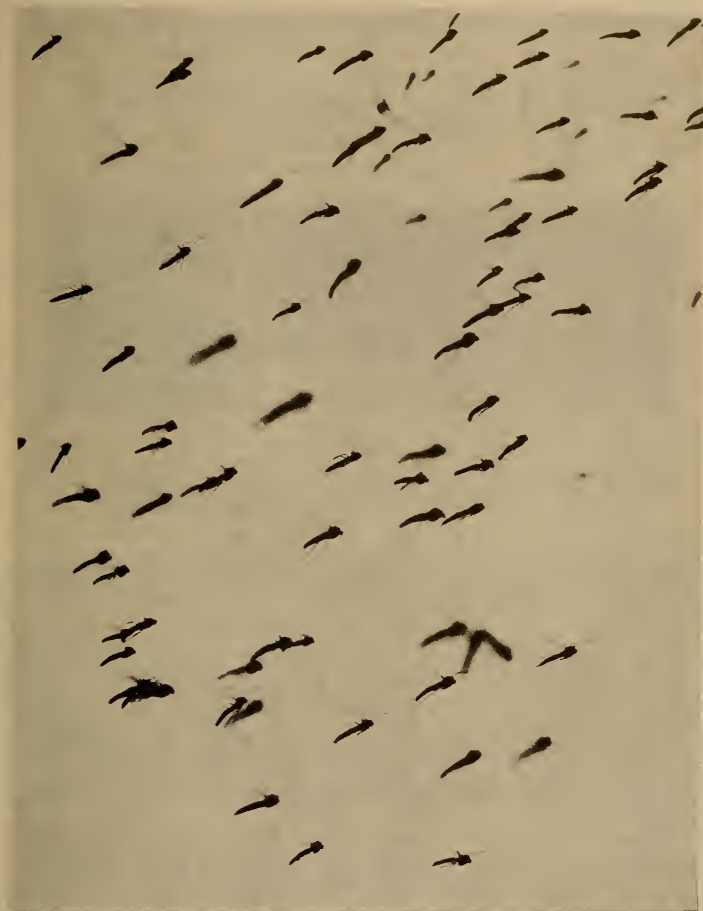


ABB. 1.

Ausschnitt aus einem reinen Weibchenschwarm. Die etwa ein cm grossen Tiere schwärmen über einer optischen Marke und haben sich grösstenteils gegen den Wind gerichtet.

Für die Aufnahmen dienten folgende Geräte: Sennheiser Transistor-Kondensatormikrophon MKH 104, Übertragungsbereich 20—20 000 Hz; UHER Report 4000-L-Tonbandgerät, Aufnahmebereich 40—20 000 Hz, Gleichlauf $\pm 0.15\%$ bei 19 cm/sec.

Die fliegende Mücke erzeugt eine periodische Luftschwingung, welche wir als Flugton empfinden. Flugtöne und künstliche Locktöne, wie sie den Männchen vorgespielt worden sind (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, S. 736) unterscheiden sich im Klang. Dieser hat nach bisherigen Beobachtungen jedoch keinen Einfluss auf das Verhalten der Männchen. Wesentlich ist die Grundfrequenz des Tonklangs, die Tonhöhe. Diese Grundfrequenz der auf Band aufgenommenen Flugtöne wurde durch Vergleich



ABB. 2.

- a) Fixierkapillare mit eingezogener Kupferdrahtschlinge.
- b) Fixiertes Weibchen (*Chironomus nuditarsis*), auf der Unterlage sitzend.
- c) Das Weibchen ist von der Unterlage abgehoben worden und fliegt.

an einem Ultron SRG-22-Generator (geeicht mit Hewlett hp Packard Electronic Counter, USA) bestimmt. Dazu genügt eine Momentaufnahme von einem Bruchteil einer Sekunde Dauer.

Vom 17.7 bis am 12.10.69 sind an 27 Beobachtungsabenden während der ganzen Dauer des Schwärmens zur Zeit der Abenddämmerung von den erstschwärmenden Mücken an bis zum wieder Verschwinden der letzten periodisch gegen 4 000 Flugtöne auf Band aufgenommen worden, bei ebenfalls periodischer Messung der Lufttemperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Lichtintensität und der Zeit; die Lufttemperatur nimmt im Laufe der abendlichen Schwarmzeit ab. Die Geschlechter können besonders an den unterschiedlichen Antennen auf einige Meter Entfernung zuverlässig erkannt werden. Etwa 100 Weibchen sind nach der Flugtonaufnahme zur weiteren Untersuchung eingefangen worden.

Die Zahl der registrierten Flugtöne pro Aufnahmeperiode kann ebenfalls (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, S. 736) als Mass für die momentane Schwarmgrösse gelten. Weil die Geschlechter aufgrund ihrer Flugtonhöhe unterschieden werden können (Abb. 3), ist zusätzlich die Möglichkeit gegeben, das jeweilige prozentuale Geschlechterverhältnis in Bodennähe zu bestimmen und zwar ohne das Schwärmen durch Netzfänge zu beeinträchtigen.

Flugtonaufnahmen im Labor

Die Mücken werden in Narkose über einer abgestumpften Glaskapillare vorne am Abdomen mit einer weichen, zuziehbaren Kupferdrahtschlinge befestigt

(Abb. 2). Die so fixierten Mücken können dann bei ausgewählten klimatischen Bedingungen durch Abheben von der Unterlage fliegen gelassen werden und bleiben während der ganzen Prozedur völlig unverletzt.

DIE FLUGTONHÖHE SCHWÄRMENDER MÄNNCHEN UND WEIBCHEN UND DEREN VARIABILITÄT

Zur Beschreibung der Tonhöhenunterschiede ist neben der Angabe von Frequenzdifferenzen in Hertz auch das logarithmische System der Tonintervalle verwendet worden. Dabei zeigt sich, dass das Verhältnis der Flugfrequenzen von beiden Geschlechtern weitgehend temperaturunabhängig ist im Gegensatz zu ihrer Differenz.

Der Unterschied in der Flugtonhöhe von Männchen und Weibchen (Abb. 3 links, *a* und *c*) beträgt für die Mittelwerte über den ganzen Temperaturbereich etwas weniger als eine Oktave ($\nu_{\text{♂}} \sim 1.9 \nu_{\text{♀}}$). Dies lässt sich für die einzelne Temperaturstufe mit dem Kopfhörer auch im Freien zeitweise feststellen, wenn der ständige Summton sehr vieler Männchen, als Mittelwert genommen, direkt mit den Flugtonhöhen von einzelnen, nahe am Mikrophon vorbeifliegenden Weibchen verglichen werden kann. Diese weiblichen Flugtöne liegen oft in der Mehrzahl über der unteren Oktave des Männchenschwarmtons.

Es hat sich bestätigt, dass die Flugtöne der Männchen weit über dem Frequenzbereich mit Lockwirkung für die Männchen liegen (Abb. 3 *a*, *b*, *d*). Der Flugton der Männchen liegt bei entsprechenden Temperaturen merkwürdigerweise etwas weniger als eine Oktave über der biologisch offenbar wichtigen Flugtonhöhe der Weibchen und etwas mehr als eine Oktave über der attraktivsten Tonhöhe für die Männchen; in Abbildung 3 liegt die untere Oktave des männlichen Flugtons also zwischen *c* und *d*. Möglicherweise kommt dem männlichen Flugton bei der Kopulation dennoch eine Bedeutung zu (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 739). Diese Vermutung ist erwähnenswert, weil es gelungen ist, die Flugtöne eines Weibchens und eines zur Kopulation heranfliegenden Männchens auf Band aufzunehmen. Es konnte festgestellt werden, dass sich die Flugtonhöhen des Paares kurz vor der Kopulation, als das Männchen gleichgerichtet sehr nahe über dem Weibchen schwebte, auf eine Oktave anglichen. Man kommt in Versuchung, dies nicht einfach als einzelne, zufällige Übereinstimmung zu betrachten, sondern als Voraussetzung für eine erfolgreiche Kopulation, weil damit eine Schwebung oder ein Resonanzeffekt verbunden sein könnte.

Die Männchen haben jedenfalls die Möglichkeit, die Schlagfrequenz ihrer Flügel beträchtlich zu variieren. Das Fliegen der Männchen unterscheidet sich von dem der Weibchen durch ein beachtliches Beschleunigungsvermögen. Wenn die Tiere ruckartig nach vorn schnellen, erhöht sich ihr Flugton und sinkt wieder ab, bis die Tiere an Ort schweben. Bisher konnten nie rasche Änderungen der Flugtonhöhe bei den Weibchen festgestellt werden; sie beschleunigen ihren Flug beim Schwärmen nicht so rasch wie die Männchen es können.

In Abbildung 3 rechts sind zur Illustration der temperaturunabhängigen Variabilität die Häufigkeitsverteilungen der Frequenzen von Männchen und

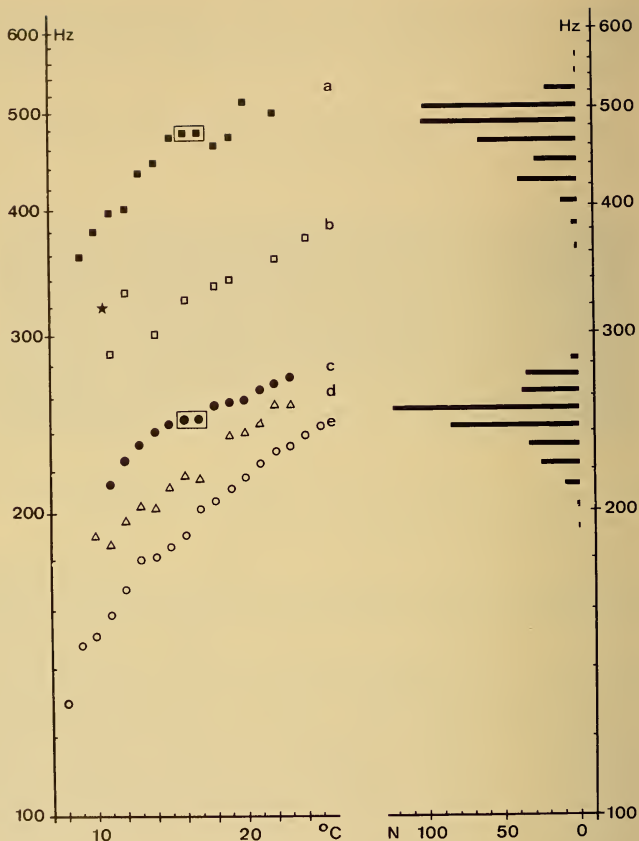


ABB. 3.

Links: Durchschnittliche Flugtonhöhen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (Vergl. auch Tab. 1).

a) Ausgefüllte Vierecke: Freifliegende Männchen (1969). b) Leere Vierecke: Fixiert fliegende Männchen (1967)¹. c) Ausgefüllte Kreise: Freifliegende Weibchen (1969). d) Leere Dreiecke: Attraktivste Tonfrequenzen für die Männchen (1967/68)¹. e) Leere Kreise: Fixiert fliegende Weibchen (1967)¹. Stern: Freifliegender Intersex (1969), Einzelbeobachtung (Vergl. Text).
Im Rechteck: Mittelwerte für 16° C und 17° C.

Rechts: Häufigkeitsverteilung der Flugtonhöhen bei Lufttemperaturen von 16° C—17° C (oben 377 ♂, unten 357 ♀).

¹ Aus Römer und Rosin (1969).

Weibchen bei 16°-17° C dargestellt. Die Streuung ist beträchtlich, doch grenzt eine breite Lücke die Flugfrequenzbereiche beider Geschlechter gegeneinander ab, was für alle Temperaturen der Fall ist.

Eine zufällige Einzelbeobachtung sei hier erwähnt: Die Flugtonaufnahmen wurden jeweils mit dem Kopfhörer kontrolliert. Am 10.10.69, gegen Ende der abendlichen Schwarmperiode, fiel mir plötzlich auf, dass bei 10° C (Abb. 3 links, Stern) ein Tier in Bezug auf die Tonhöhe aus der Reihe tanzte. Auf den ersten Blick schien es sich um ein kleines, mit extrem hohem Flugton schwärmendes Weibchen zu handeln. Weil mir das sonderbar vorkam, fing ich es ein. Es handelte sich um einen Intersex mit weiblichen Fühlern und männlichem Abdomen. Bei dem eingefangenen Intersex-Typ wird es vermutlich aber nie zu einem Kopulationsversuch kommen können, weil seine weiblichen Antennen wohl kaum zum akustischen Aufspüren der Weibchen verwendbar sind. Die Weibchen von *Chironomus plumosus* lassen sich nicht mit Tönen anlocken (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 737).

Beachtenswert ist die im benutzten logarithmischen System sich ergebende sehr ähnliche Streuung der Frequenzen für beide Geschlechter. Bei den Männchen wie bei den Weibchen umspannen die Flugtöne etwa eine Quint.

Die gleiche Streuung ergab sich bei den Weibchen auch bei ungeschichtetem Material, wenn zu Beginn der abendlichen Schwarmperiode innert kurzer Zeit viele Weibchenflugtöne aufgenommen werden konnten. Ob sich die Streuung der weiblichen Flugfrequenzen während einer Schwarmperiode oder im Laufe der Jahreszeit ändert, ist noch zu prüfen. Ebenfalls noch nicht genau bekannt ist das Verhalten der beiden Geschlechter nach der Kopulation.

DIE FLUGFREQUENZ DER SCHWÄRMENDEN MÜCKEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER LUFTTEMPERATUR

Wie aus Tabelle 1 und Abbildung 3 ersichtlich ist, steigt die durchschnittliche Flugfrequenz freifliegender Weibchen von 214 Hz bei 11° C auf 272 Hz bei 23° C, diejenige der Männchen von 360 Hz bei 9° C auf 497 Hz bei 22° C. Der Regressionskoeffizient im Bereich von 14° C bis 21° C beträgt fast 3 Hertz pro Grad Celsius (2.87 Hz/° C) bei den Weibchen.

Wahrscheinlich handelt es sich um eine lineare Abhängigkeit (Vergl. auch RÖMER und ROSIN, 1969; Abb. c, d). Die Mittelwerte zeigen in ihrem Verlauf Unregelmäßigkeiten. Diese sind wohl auf die Schichtung des Materials zurückführen. Die nach den Lufttemperaturen bei der Flugtonaufnahme geordneten Frequenzwerte stammen von ganz verschiedenen Tagen. Die Werte einzelner Temperaturstufen sind z.T. nur an wenigen Tagen gemessen worden, die sich bei gleichen Temperaturverhältnissen in anderen klimatischen Faktoren unterscheiden können. Dazu wurden die tiefen Temperaturen vor allem im Frühjahr und Herbst gemessen. Im weiteren ist mehr als eine Generation erfasst worden, sowohl die im Frühjahr mit relativ grossen Imagines aus den überwinternden Larven, als auch mindestens eine Sommergeneration. Vielleicht haben teilweise auch Schlechtwetterperioden die Alterszusammensetzung der schwärmenden Tiere verändert.

TABELLE 1.

Durchschnittliche Flugtonhöhen ($\bar{v}$) der schwärmenden Männchen und Weibchen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur.

Temp. °C.	Freilandaufnahmen 1969				Laboraufnahmen 1967			
	N ♀	$\bar{v}$ ♀	N ♂	$\bar{v}$ ♂	N ♀	$\bar{v}$ ♀	N ♂	$\bar{v}$ ♂
8	—	—	—	—	2	130 Hz	—	—
9	—	—	43	360 Hz	4	148	—	—
10	—	—	58	382	6	151	—	—
11	5	214 Hz	163	399	15	158	2	288 Hz
12	10	225	285	401	26	168	2	330
13	37	234	397	436	27	180	—	—
14	65	241	401	444	30	181	2	300
15	113	245	266	470	34	185	—	—
16	241	247	309	476	34	190	2	325
17	116	248	68	477	21	202	—	—
18	341	256	65	462	35	205	2	335
19	126	257	14	471	30	211	2	345
20	361	257	32	511	39	217	—	—
21	169	264	3	523	36	223	—	—
22	95	268	33	497	40	230	2	355
23	40	272	—	—	23	231	—	—
24	—	—	—	—	28	238	2	375
25	—	—	—	—	30	244	—	—

DIE FLUGTONHÖHE DER WEIBCHEN IN ABHÄNGIGKEIT VOM PHYSIOLOGISCHEN ALTER

Relativ isoliert fliegende Weibchen konnten direkt nach der Aufnahme des Flugtons zur genaueren Untersuchung eingefangen werden. Es war damit möglich, zu den Flugfrequenzen Angaben über Kopulation, Alter und Grösse zu erhalten:

Die Sektion der Receptacula seminis zeigte, dass keines der 81 Weibchen eine erfolgreiche Kopulation hinter sich hatte.

Die Ovarien dienten zur Bestimmung des physiologischen Alters. Die Angaben von FISCHER (1969) für die sehr nahe verwandte Art *Chironomus nuditaris* konnten hier beigezogen werden; 35—40 Stunden nach der Imaginalhäutung ist die Längenzunahme der ersten Eikammer fast sprunghaft. Diese kurze Streckphase eignet sich zur Abrenzung von zwei Altersstufen. Die gewählte Altersstufe 1

bezeichnet Tiere vor, Altersstufe 2 solche nach dieser Streckphase. Die Altersbestimmung erfolgte noch am Abend des Einfangs.

Als Mass für die Körpergrösse diente die Flügellänge.

Neben der Flugfrequenz und der Temperatur, die beim Einfang der Tiere stets zwischen 14° und 20° C, meist bei 18° C lag, ist also für jedes dieser 81 Weibchen die Altersstufe und die Körpergrösse bekannt. Da der Einfluss der Tem-

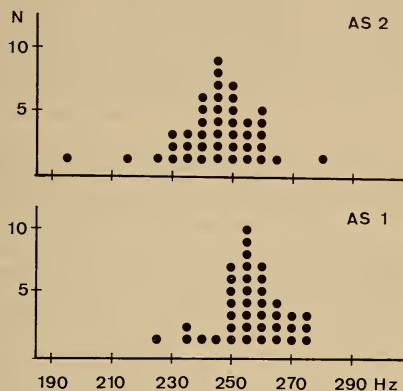


ABB. 4.

Die Flugtonhöhe der Weibchen in Abhängigkeit vom physiologischen Alter (bei 18° C).

AS 1: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen von 39 ♀ der Altersstufe 1.

AS 2: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen von 42 ♀ der Altersstufe 2.

peratur auf die Flugtonhöhe am viel grösseren gesamten Zahlenmaterial genauer bestimmt werden kann, ist dieses dafür benützt worden, um den Temperatureffekt auszuschalten. Dies ist umso berechtigter, als die eingefangenen Weibchen von den gleichen Tagen stammen, an denen auch die Flugtonaufnahmen im Freien gemacht worden sind. Für den Bereich von 14° C-21° C hat sich, wie schon erwähnt, ein Regressionskoeffizient von 2.87 Hertz pro Grad Celsius ergeben. Die Frequenzen der 81 Weibchen sind mit dieser Grösse auf eine Temperatur von 18° C korrigiert worden.

Die so korrigierten Flugtonhöhen der beiden Altersklassen sind in Abbildung 4 dargestellt. Der Flugton der älteren Tiere liegt durchschnittlich 11 Hertz tiefer als derjenige der jüngeren. Der Einfluss des Alters ist mit $p < 0.1\%$ hoch gesichert.

ANDERE FAKTOREN, WELCHE DIE FLUGTONHÖHE DER WEIBCHEN BEEINFLUSSEN KÖNNTEN

Der allfällige Einfluss der Flügellänge auf die Flugfrequenz ist zusammen mit dem Einfluss des Alters durch die Berechnung der mehrfachen linearen Regression und der entsprechenden Streuungszerlegung untersucht worden (LINDER, 1960, S. 185). Eine Zunahme der Flügellänge um 10% (0.6 mm) hat unter Ausschaltung der Altersabhängigkeit eine durchschnittliche Abnahme der Flugtonhöhe um 6 Hertz zur Folge. Der Einfluss der Flügellänge auf die Flugfrequenz ist jedoch statistisch nicht gesichert. Die Flügellänge gilt als Mass für die Körpergrösse; somit spielt die nach FISCHER und ROSIN (1967) von der Temperatur und vom Nahrungsangebot während der Larvalzeit stark abhängige Grösse der Imagines in diesem Zusammenhang offenbar keine wesentliche Rolle.

Die Prüfung des Einflusses mitschwärmender Mücken ist mit praktischen Schwierigkeiten verbunden. Ein Einfangen der Weibchen nach der Flugtonaufnahme zur weiteren Untersuchung wäre hierzu unumgänglich; bei dichtem Schwarm ist dies jedoch ohne Verwechslung beinahe unmöglich. Der Vergleich der Flugfrequenzen von 10 allein fliegenden mit 11 in sehr kleinem Weibchenschwarm fliegenden Tieren hat unter Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit gezeigt, dass kein Einfluss der mitfliegenden Weibchen auf die Flugfrequenz feststellbar ist.

Um den Einfluss von allfälligem Gegenwind zu prüfen, sind zwei Weibchen im Labor einer starken Luftströmung ausgesetzt worden. Dabei hat sich ihre Flugfrequenz um ca 15 Hz deutlich erhöht. Doch können Laborbefunde bei fixiertem Flug nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse beim freien Flug übertragen werden (NACHTIGALL, 1966), wie auch der folgende Versuch zeigt:

Bei 18 Weibchen wurden die Flugtöne zuerst im Freien und anschliessend bei möglichst angeglichenen Bedingungen im Labor aufgenommen. Die Flugtonhöhen fallen im Labor ausnahmslos tiefer aus als beim Schwärmen im Freien und zwar um durchschnittlich 43 Hz, d.h. um etwa zwei Ganztonschritte. Ein Laboreffekt ist also sicher vorhanden. Die Vertiefung des Flugtons kann nicht auf die geringe Alterszunahme vom Einfangen bis zum Laborversuch zurückgeführt werden. Vielleicht könnte aber der Umstand eine Rolle spielen, dass das Gewicht der Tiere auf der Fixierkapillare ruht. Eine auf Gewichtsabnahme zurückführbare Flugfrequenzverminderung ist für den Bienenwolf *Philantus triangulum* nachgewiesen (Tonbandaufnahme J. FORSTER). Wenn er die eingebrachte Biene fallen lässt, sinkt die Flugfrequenz deutlich ab. Ein weiterer, in gleichem Sinn wirkender Laboreffekt wird durch den ortsfesten Flug bedingt: Die oben beschriebene frequenzerhöhende Wirkung eines Gegenwindes erklärt die Vertiefung des Flugtons beim ortsfesten Fliegen ohne Gegenwind, weil in letzterem Fall die relativ zum frei fliegenden Tier vorhandene Luftströmung von vorn wegfällt.

Eine zusätzliche Frequenzerhöhung könnte sich bei leichtem Wind ergeben. Bei Wind richten sich die schwärmenden Weibchen gegen diesen (Abb. 1), wobei sie je nach Windstärke zur Kompensation der Abdrift von der Bodenmarke ruckweise nach vorn fliegen. Ein entsprechendes Verhalten beschreibt FISCHER (1969) bei bewegter Bodenmarke für Männchen: „Mit zunehmender Geschwindigkeit“ — eines als Bodenmarke dienenden Autos — „geht der charakteristische Zickzackflug in einen geradlinigen Formationsflug über“. Es handelt sich in diesen Fällen aber nicht mehr um den für das Schwärmen typischen seitlichen Zickzackflug hin und her und bei starkem Wind ist ein Schwärmen wegen Windverfrachtung ohnehin nicht mehr möglich.

DISKUSSION

Die gleichartige Temperaturabhängigkeit der weiblichen Flugtonhöhen und der attraktivsten Tönhöhen für die Männchen (Abb. 3c/d) spricht übereinstimmend mit früheren Befunden (d/e) für die Auffassung, dass die Grundfrequenz des weiblichen Flugtons die Männchen zur Kopulation anlockt. Ueberraschenderweise stimmen aber die weiblichen Flugtonhöhen (c) mit den attraktivsten Tönhöhen für die schwärmenden Männchen (d) nicht genau überein, sondern liegen etwa einen Ganztonschritt (19 Hz) über diesen. Es stellt sich die Frage, ob irgendwelche Umstände zur Angleichung der beiden Frequenzen führen könnten.

Wie gezeigt werden konnte, nimmt die Flugtonhöhe des Weibchens mit zunehmendem physiologischen Alter ab. Es könnte sein, dass die Weibchen so lange, vielleicht sogar auch während mehrerer Tage, immer wieder schwärmen, bis ihr Flugton mit zunehmendem Alter einmal zur tiefer gelegenen attraktivsten Tönhöhe für die Männchen abgesunken ist, sodass sie zur Kopulation von diesen bevorzugt angefliegen werden und danach sofort wegfliegen. Nach dieser Ueberlegung könnte das nicht Uebereinstimmen der beiden Tönhöhen (Abb. 3c/d) folgendermassen erklärt werden: Es könnte im Schwarm mindestens zeitweise zu einer Anhäufung von jungen, d.h. mit noch zu hoher Flugfrequenz fliegenden Weibchen kommen, die einfach warten müssen, bis sie das frequenzgünstigste Alter und damit vielleicht auch das für eine erfolgreiche Kopulation physiologisch günstigste Alter erreicht haben. Für diese Hypothese spricht die schon eingangs erwähnte Beobachtung, dass Weibchen lange schwärmen, ohne dass nahe Männchen sich mit ihnen paaren.

Möglicherweise sinkt die Flugfrequenz aber auch bei länger andauerndem Flug gleichentags relativ rasch ab. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung von N♀ und N♂ in Tabelle 1 (Freilandaufnahmen 1969) zeigt, dass die Weibchen bei höheren Temperaturen, also etwas früher schwärmen als die Männchen. Die mindestens zeitweise lange vor den Männchen schwärmenden Weibchen (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 737) könnten relativ rasch „ermüden“ d.h. ihre Flugfrequenz vermindern, sodass ihre Flugtonhöhe bald in den Bereich der attraktivsten Tönhöhe für die Männchen kommt. Diese Möglichkeit schliesst die obige Hypothese, nach der während der abendlichen Schwarmzeit zuerst die älteren Weibchen zur Kopulation kommen, nicht aus.

Es stellt sich die Frage, ob während des Schwärmens infolge der Nichtübereinstimmung der weiblichen Flugtonhöhen mit den attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen mindestens zeitweise eine Paarungsselektion stattfindet. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung der weiblichen Flugtonhöhen mit den attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen bei 16°-17° C gemäss Abbildung 3 rechts und d links zeigt nämlich, dass nur wenige weibliche Flugfrequenzen mit den entsprechenden attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen übereinstimmen.

Zur Abklärung dieser Frage muss das Frequenzintervall mit Lockwirkung für schwärmende Männchen (RÖMER und ROSIN, 1969; Abb. 2a) mit der Lage und Streuung der Flugtonhöhen gleichzeitig fliegender Weibchen während einer ganzen abendlichen Schwarmzeit verglichen werden, wobei auch dem Alter der vorhandenen Weibchen und ihrem Verhalten nach der Kopulation Beachtung geschenkt werden muss.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Flugtöne schwärmender Männchen und Weibchen von *Chironomus plumosus* sind im Freiland auf Tonband aufgenommen worden.

2. Die durchschnittliche Frequenz des Grundtons (Flugtonhöhe) ist temperaturabhängig. Die Flugtonhöhe der Männchen steigt von 360 Hertz bei 9° C auf 497 Hz bei 22° C, diejenige der Weibchen von 214 Hz bei 11° C auf 272 Hz bei 23° C. Im Bereich von 14°-21° C steigt sie bei den Weibchen durchschnittlich um 2.87 Hz pro Grad Celsius. Die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt für die Tonhöhe mit maximaler Lockwirkung auf die schwärmenden Männchen.

3. Der Flugton der Weibchen liegt im Mittel 19 Hz (etwa einen Ganztonschritt) über dem Lockton mit maximal anziehender Wirkung auf die Männchen; mit zunehmendem Alter sinkt die Tonhöhe ab.

4. Der Männchenflugton liegt etwa eine Oktave über den Flugtonhöhen der Weibchen.

5. Die Flugtonhöhe im Labor fixiert fliegender Mücken ist durchschnittlich 43 Hz (etwa zwei Ganztonschritte) tiefer als bei freiem Flug.

6. Die mögliche Bedeutung der erwähnten Frequenzunterschiede wird diskutiert.

RÉSUMÉ

1. Les sons produits par des mâles et femelles de *Chironomus plumosus* volant en essaims ont été enregistrés en plein air sur bande magnétique.

2. La fréquence moyenne du son général (hauteur du son produit par le vol) dépend de la température. Elle passe chez les mâles de 360 Hertz, pour une température de 9° C, à 497 Hz, pour une température de 22° C; chez les femelles, elle passe de 214 Hz (11° C) à 272 Hz (23° C). Entre 14° C et 21° C, elle augmente, chez les femelles, en moyenne de 2.87 Hz par degré Celsius. La fréquence qui exerce la plus forte attraction sur les mâles volant en essaim dépend également de la température.